LES POTENTIALITÉS DES POPULATIONS ICHTYOLOGIQUES FÉCONDITÉ ET ICHTYOPLANCTON

par

A. ABOUSSOUAN (1) et J. LAHAYE (2)

Résumé. – L'analyse de la fécondité chez les poissons et l'étude de l'ichtyoplancton peuvent être utilisées dans l'aménagement rationnel des ressources ichtyologiques. Les auteurs passent en revue les diverses méthodes employées pour l'étude des œufs et des larves et montrent comment il est possible d'aboutir à des estimations des biomasses indépendamment des méthodes basées sur l'analyse des statistiques de pêche commerciale.

Abstract. – The analysis of the fecundity of fishes and of the ichthyoplankton can be used in fish stock assessment. The authors describe the various methods used for the study of eggs and larvae. They explain how it is possible to estimate biomasses of fish stocks independently of the methods based on the analysis of commercial fish statistics.

L'aménagement rationnel des ressources ichtyologiques, c'est-à-dire l'ensemble des interventions à effectuer pour régler le niveau d'exploitation, est une opération complexe qui nécessite une connaissance approfondie du cycle biologique et des facteurs de l'équilibre des populations, mais également un choix dans les méthodes d'analyses adaptées aux évaluations quantitatives et prévisionnelles.

Les méthodes couramment employées s'adressent à la phase exploitée des populations dont les données sont comptabilisées dans les statistiques des débarquements, mais nous disposons également de méthodes indépendantes des opérations de pêches commerciales dont en particulier celle prenant en compte la production annuelle des œufs et/ou des larves sur les aires de pontes. Celle-ci a fait l'objet

-----

(1) Université d'Aix-Marseille II, Station marine d'Endoume, 13007 Marseille.
(2) Laboratoire de Biologie animale, Université de Bretagne Occidentale, 29283 Brest Cedex.

Cybium, 3e série, 1979 (6) : 29 – 46

de nombreux travaux à l'étranger et peut être considérée aujourd'hui comme opérationnelle, alors qu'elle ne paraît pas avoir la faveur des laboratoires de recherches en France.

Brièvement, la production annuelle des œufs (ou des larves) - P - est liée à la biomasse des populations - W - par une relation faisant intervenir la fécondité des géniteurs - F - et le sex-ratio - K - :

$$W = \frac{P}{F\,K}$$

L'accès aux données de cette équation n'exige pas de moyens considérables, mais une grande régularité dans l'échantillonnage et une définition précise de la stratégie. Il nous a paru opportun, sans prétendre à l'inédit, d'exposer brièvement quelques-uns des problèmes qui se posent dans l'analyse des deux facteurs F et P, tout en renvoyant le lecteur souhaitant approfondir la question à la documentation qui figure dans la bibliographie.

LA FECONDITE

Le terme de fécondité paraît, à une première lecture, assez explicite : ce serait le nombre d'ovocytes destinés à la ponte ; en fait, il peut être considéré de manière très différente selon le but que l'on recherche. Mais pour introduire les données de la fécondité dans des équations, il est plus significatif de rapporter le nombre d'ovocytes au poids individuel du géniteur : c'est la fécondité relative individuelle. Si à partir d'une analyse statistique de la fécondité, il apparaît une relation directe et constante avec les individus, il sera possible de définir une fécondité moyenne relative pour une population, pouvant s'exprimer selon la forme : nombre d'ovocytes par tonne de géniteurs.

Là où le problème se complique c'est précisément lorsqu'on tente d'évaluer le nombre d'ovocytes destinés à la ponte.

En effet, si un géniteur mûrit globalement et simultanément ses ovocytes, donc s'il a une ponte annuelle unique, nous aurons dans les ovaires un lot d'ovocytes mûrs représentant l'effectif de la ponte annuelle. Mais si un géniteur les mûrit et les émet en des lots successifs, la fécondité pourra s'exprimer de deux façons : une fécondité par acte de ponte et une fécondité totale annuelle représentée par la somme des pontes. Certes, si ces différents lots d'ovocytes sont identiques en nombre (ce qui reste à démontrer), la fécondité annuelle sera le nombre d'ovocytes par lot que multipliera le nombre d'émissions successives.

Enfin, si un individu pond sans interruption durant une période assez longue, il devient difficile d'exprimer la fécondité à moins que l'on puisse être ramené au premier cas cité en prenant en compte dans les ovaires non pas les ovocytes mûrs mais la totalité des ovocytes.

Notons qu'on pourrait définir la fécondité comme le nombre d'ovocytes qu'un individu peut émettre durant toute sa vie; c'est là une notion dynamique peu commode à introduire en pratique dans les équations et qui surtout ne présente pas un intérêt immédiat dans la notion d'aménagement des ressources.

Parmi les nombreuses questions soulevées par l'analyse de la fécondité, il faut mentionner celle de la reconnaissance des géniteurs et de leurs stades de maturation, celle de la différenciation des ovocytes mûrs de la totalité des ovocytes présents dans les ovaires, celle de la proportion entre ceux-ci et le nombre d'ovocytes réellement pondus et entre ces derniers et les ovocytes fécondables. Une analyse cytophysiologique simultanée à celle de la production des œufs dans le milieu est donc essentielle.

Le traitement des œufs

L'examen des œufs frais peut être fait dans des élevages (le saumon, par ex.) où les œufs sont utilisés ensuite pour la reproduction. Mais en général ils sont fixés et conservés. Après la fixation, le tissu ovarien doit être secoué vigoureusement pour le dissocier et séparer les ovocytes du stroma. Ainsi les œufs doivent attendre au moins quelques jours, plutôt quelques semaines. Lorsque la fixation est suffisante, on décante le liquide de Gilson puis on lave, à l'eau, plusieurs fois.

Les mesures et les comptages des œufs peuvent être faits sur l'ensemble de l'ovaire, mais, en général, ce travail est fait sur quelques fragments d'ovaires seulement. Se pose d'abord le problème de l'homogénéité de l'ovaire : il faut s'assurer que la répartition des ovocytes est la même dans toutes les parties de l'ovaire et dans les deux ovaires (par exemple, calculer un test d'hétérogénéité). Ensuite différentes méthodes d'échantillonnage seront utilisées :

– *par poids* (MacGregor, 1922 ; Mitchell, 1913 ; Simpson, 1951) : les œufs sont séparés du liquide de conservation sur un filtre de papier. Les œufs sont comptés dans différents échantillons de poids donné.
– *par surface* (Hickling, 1940) : les œufs sont étalés en une couche rectangulaire. Ils sont comptés sur deux côtés adjacents. Le produit donne une estimation du total (confirmation avec le produit des deux autres côtés).
– *par volume* (Bagenal, 1957 ; Kandler, 1957 ; Pitt, 1964) : on peut utiliser les pipettes qui servent pour le plancton (par ex. la pipette de Stempel) (Simpson). Mais les œufs se stratifient vite. On peut, aussi, diluer dans une éprouvette l'ensemble des œufs. Une agitation, assurant un bon brassage, permet d'homogénéiser la répartition. Les prélèvements, d'un volume donné, doivent être faits rapidement ; cette méthode est rapide et relativement fiable.

Il existe des techniques plus élaborées, nécessitant des dispositifs du type utilisé pour le sous-échantillonnage du plancton par Wiborg (1951) : les œufs sont placés

dans un récipient tournant, communiquant avec les tubes d'échantillonnage placés en dessous par l'intermédiaire d'un disque perforé régulièrement (Whirling vessel).

Toutes ces méthodes d'échantillonnage sont utilisées en milieu aqueux. Certains auteurs semblent avoir travaillé sur des œufs à sec (Simpson, 1959).

Connaissance du cycle sexuel

Le comptage des œufs, pour déterminer la fécondité, doit être fait sur des ovaires mûrs, mais avant la ponte. En effet, si c'est au moment de la ponte, on ne peut pas être certain qu'une partie n'a pas déjà été pondue.

Pour cela il faut donc connaître le cycle de reproduction et pouvoir en déterminer les étapes caractéristiques.

Il faut, dans une population de poissons, distinguer les individus participant à la reproduction. Il est préférable, sans doute, de parler de taille plutôt que d'âge[1] de puberté. Deux définitions sont possibles :

– la plus grande femelle immature
– la plus petite femelle mature

Dans ce cas, une étude histologique permet de préciser les faits. Dans une population, le pourcentage de femelles participant à la reproduction peut ainsi être établi.

L'étape suivante consiste à reconnaître les stades de maturation :

Variations morphologiques de l'ovaire : Au cours de sa maturation, le volume de l'ovaire va s'accroître, sa couleur va changer. Cependant, ces caractères restent assez subjectifs et le plus souvent insuffisants.

Variations du poids de l'ovaire : Celles-ci permettent de chiffrer les transformations morphologiques. On peut ainsi établir le R.G.S.[2] (rapport gonado-somatique) :

$$\text{R.G.S.} = \frac{\text{Poids des gonades x 100}}{\text{Poids total du poisson}}$$

Les variations du R.G.S. au cours de l'année correspondent aux étapes du cycle de reproduction. Le poids total du poisson doit être déterminé après soustraction du contenu stomacal.

---

(1) Dans les classes d'âge de jeunes, les variations de taille sont importantes selon la date de la ponte d'origine et les conditions du développement.

(2) Un autre indice très similaire est utilisé par les anglo-saxons : Ovary index $= \frac{W}{L^3} 10^n$ où W = poids des gonades et L = longueur du poisson.

Variations histologiques de l'ovaire : Dans un ovaire de poisson, on observe essentiellement des ovocytes ; les ovogonies, peu nombreuses, sont très petites et ne constituent que quelques îlots, qui peuvent passer inaperçus. En revanche, les ovocytes vont subir une évolution importante au cours de la maturation. Leur croissance est considérable : au départ, ils n'ont que quelques dizaines de microns de diamètre mais ils atteindront, avant la ponte, jusqu'à 800 ou 900 μ ou même plusieurs millimètres. Cette croissance est surtout la conséquence de la vitellogenèse, accumulation de réserves de nature chimique complexe et du développement du follicule.

Seule une connaissance préalable de cette évolution cytologique permet d'établir une «échelle de maturation» en observant les variations de la morphologie de l'ovaire et du R.G.S.

Les échelles de maturation : Elles diffèrent un peu selon les espèces et selon les auteurs. On peut cependant schématiser ainsi :

I – Ovaires immatures (vierges ou au repos) : les ovaires sont très petits, souvent presque filiformes. Les ovocytes sont de petite taille. Leur cytoplasme est dépourvu de vitellus. Le noyau est relativement gros.

II – Début de la maturation : Le volume de l'ovaire s'accroît légèrement. Certains ovocytes ont commencé leur croissance. L'ensemble est hétérogène et aucune vitellogenèse n'est visible.

III – Développement de la gonade : le poids augmente sensiblement. Une irrigation importante est visible dans l'ovaire qui change souvent de couleur. Chez certains ovocytes, la vitellogenèse est commencée. Mais il reste, dans l'ovaire, un nombre important de petits ovocytes qui ne participeront pas à la prochaine ponte.

IV– La maturation : l'ovaire est gonflé, coloré plus vivement (souvent en jaune). Des ovocytes visibles à l'œil nu font saillie à la surface. Ces ovocytes ont atteint leur taille maximale. Le cytoplasme est surchargé de vitellus. Le follicule comporte une «zona radiata» épaisse.

V– La ponte : une légère pression abdominale suffit à faire sortir les œufs.

VI– La post-ponte : les ovaires sont flasques, vides. Cependant, quelques œufs mûrs peuvent subsister. L'étude histologique révèle l'existence de follicules atrésiques correspondant à des œufs qui n'ont pas achevé leur maturation et qui vont dégénérer, à côté des nombreux petits ovocytes qui n'ont pas participé à l'évolution.

Les pontes échelonnées :

Chez certaines espèces, la ponte s'effectue en plusieurs lots plus ou moins séparés dans le temps. L'étude histologique seule peut montrer avec précision si plusieurs lots d'ovocytes sont à des stades différents de leur évolution dans un même ovaire. Des histogrammes de fréquence du diamètre des ovocytes peuvent ainsi révéler deux ou trois pics (par exemple : 250 μ , 430 μ , 700 μ) (Fig. 1).

L'aspect histologique de l'ovaire est encore plus hétérogène chez les poissons dont la ponte est plus ou moins continue (espèces intertropicales).

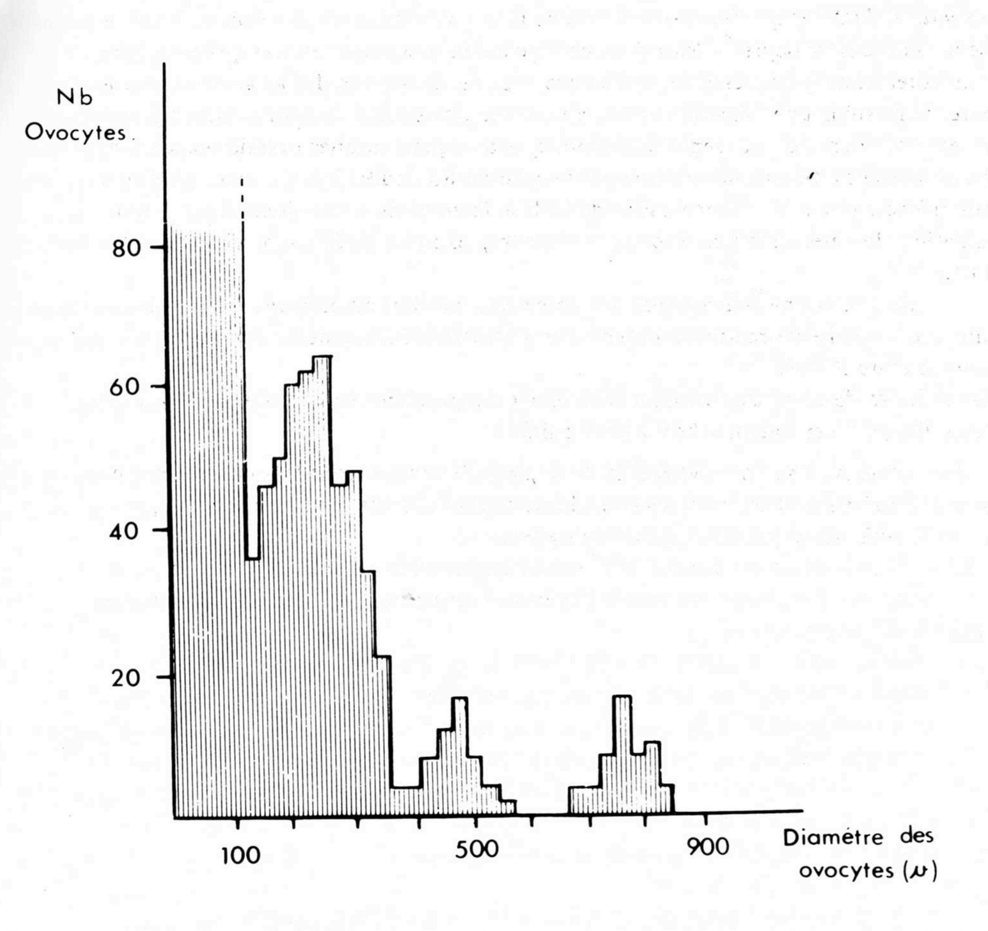


Fig. 1. – Fréquence des ovocytes de diamètres variables chez un poisson à ponte échelonnée.

Détermination de la fécondité

Il faut donc estimer le nombre d'œufs contenus dans les ovaires des femelles, avant la ponte (au stade IV). La répartition modale du diamètre des ovocytes doit être connue et c'est le lot d'œufs, correspondant au mode le plus avancé, qui sera compté. Si la ponte est échelonnée, ce qu'une étude histologique peut révéler, il est nécessaire de compter, séparément, les ovocytes correspondant aux différents modes.

Tous les œufs peuvent être comptés. Il est préférable de faire le comptage d'une série de sous-échantillons semblables ; les causes d'erreur sont moindres. Le comptage peut être fait directement au binoculaire dans une cuve de Dollfus. Des compteurs automatiques utilisent différentes méthodes (Parrish et coll., 1960 ; Davis & Paulik, 1965 ; Boyar & Clifford, 1967) : le principe est de faire défiler, un à un, les œufs devant une cellule photoélectrique : chaque passage est enregistré.

Variation de la fécondité

La fécondité présente une variabilité considérable qu'il faut analyser.

Les différences entre espèces sont évidentes et très importantes, par exemple : Saumon 10^3 - 10^4 ; Hareng 20 x 10^4 ; Morue 90 x 10^5.

De même, les variations individuelles sont importantes. La fécondité individuelle varie aussi avec l'âge, la taille et le poids. Des corrélations peuvent être établies. L'âge ne semble pas une très bonne référence. En revanche, le poids (1) et surtout la longueur totale peuvent être en corrélation étroite avec la fécondité et permettre de prédire celle-ci.

Des variations importantes peuvent apparaître selon les années et les localités. De nombreuses recherches ont été faites sur les espèces les plus pêchées (races géographiques).

Les facteurs possibles de variabilité de la fécondité

La température : en dessous d'un seuil spécifique, la ponte peut être retardée (ou même, à la limite, arrêtée complètement). Dans ce cas, une étude histologique révèle dans l'ovaire la présence de nombreux follicules atrésiques, donc une diminution dans la fécondité effective.

L'apport insuffisant de nourriture est un autre facteur limitant.

D'autres facteurs écologiques peuvent aussi intervenir, parmi lesquels la densité de la population (action directe par l'existence de stress, action indirecte par la diminution de la nourriture disponible).

LA PRODUCTION ANNUELLE DES ŒUFS ET DES LARVES DE POISSONS

Les œufs et les larves de poissons représentent la phase du prérecrutement aux populations exploitées et exploitables, et constituent ce qu'il est habituel de nommer « l'ichtyoplancton » parce que la majorité des espèces ont des pontes pélagiques. On peut distinguer trois niveaux préliminaires dans l'analyse quantitative des aires

---

(1) En ce qui concerne le poids, il faut tenir compte de sa méthode d'estimation (avec ou sans les viscères, ou bien avec ou sans le contenu stomacal) pour comparer des séries de résultats.

de pontes : l'échantillonnage à la mer et le traitement des récoltes, la stratégie des prospections permettant de définir leur répartition et leur abondance, et enfin le choix d'un mode d'expression des données et leur intégration à l'estimation de la production annuelle.

L'échantillonnage et le traitement des récoltes

La littérature scientifique mentionne un choix considérable de filets et d'engins permettant la récolte de l'ichtyoplancton dans de bonnes conditions (Unesco 1968, Jossi 1970, Lenarz 1972, Schnack 1972 ...), mais il est nécessaire de définir un engin standard dont les caractéristiques et les modalités d'utilisation seront suffisamment précises pour en préconier l'adoption. C'est le cas du «bongo» (Posgay *et al.* 1968, Sherman et Honey 1971, Kramer *et al.* 1972) qui tend à devenir le filet standard des programmes internationaux d'ichtyoplancton. En ce qui nous concerne nous lui trouvons quelques inconvénients (coût élevé, maniabilité discutable, système de récupération de la récolte peu pratique) et après plusieurs tests comparatifs effectués lors de traits simultanés nous avons opté pour le filet I.O.S.N. (Indian Ocean Standard Net) de Currie (1962) prévu à l'origine pour l'estimation de la biomasse du zooplancton.

L'utilisation du filet en trait oblique telle qu'elle est préconisée (Kramer *et al.* 1972) permet aisément de rapporter les abondances à des unités de surface commodes à manier et atténue dans des proportions importantes les biais dus à la répartition non homogène de l'ichtyoplancton. Notons néanmoins que d'excellents résultats ont été obtenus par les traits verticaux (Tanaka 1955, Simpson 1959), appliqués surtout à la récolte des œufs.

Remarque

Il ne faut pas négliger l'expérimentation d'engins divers (filets haute vitesse, senne à larves, chalut pélagique) si on en a la possibilité. En effet, certaines espèces voire aussi certaines classes de tailles pourront être capturées plus efficacement. Il sera alors possible de faire la distinction entre le biais qu'entraîne tout échantillonnage standardisé (lequel n'est représentatif que dans la marge de sélection de l'engin) et les conséquences des mortalités sur la répartition des fréquences de tailles. (Murphy et Clutter 1972, Lenarz 1972, Barkley 1972).

La fixation des récoltes, dans leur intégralité, au formol à 5 % préalablement neutralisé au borax, est satisfaisante, et sa généralisation permet les comparaisons entre les classes de tailles des individus.

Le tri, à la loupe binoculaire, de la totalité de l'ichtyoplancton s'impose généralement, néanmoins un fractionnement de la récolte peut être nécessaire lorsque

l'abondance est excessive, et dans ce cas il faut s'assurer de la fiabilité des fractionneurs. Le « folsom-splitter » est sur ce point un appareil efficace (Mac Even *et al.* 1954. Longhurst et Seibert 1967); la séparation de l'ichtyoplancton au moyen de liquides de densités différentes (Price *et al.* 1977) est une technique à prendre en considération mais qui, pour l'instant, ne peut encore être généralisée. L'ichtyoplancton reste en bon état pendant de nombreuses années, sa détérioration éventuelle a pour cause essentielle une neutralisation excessive ou insuffisante du liquide fixateur ou son stockage dans un volume insuffisant.

L'identification des œufs et des larves est une tâche ardue car il n'existe pas à proprement parler de clefs d'identification des stades embryonnaires et larvaires, mais seulement des critères de reconnaissance issus de l'accumulation des observations. La réalisation de séries évolutives, au fur et à mesure des récoltes, est une nécessité (Moser *et al.* 1977) favorisée par la possibilité d'effectuer des élevages élémentaires sur du matériel frais. Lorsque l'on a des larves dont le squelette peut être mis en évidence par une coloration adéquate (Hollister 1934) une connaissance précise de l'anatomie et de la hiérarchie systématique permet une identification assez sûre (Potthof 1974, Ahlstrom et Moser 1978). A l'heure actuelle les larves de la quasi totalité des familles de poissons sont connues, en revanche les niveaux générique et spécifique posent encore des problèmes qui sont dus à notre connaissance très fragmentaire de l'anatomie interne des adultes dans de très nombreux cas.

La réalisation d'un fichier iconographique aidera le tri par espèce, mais il ne faut pas négliger de se constituer une collection de référence aussi complète que possible que l'on pourra enrichir en s'adressant aux centres de tris, et en échangeant du matériel de diverses provenances.

La stratégie des prospections

L'analyse de la maturation sexuelle des adultes est une méthode employée pour définir les saisons et éventuellement pour déduire les lieux de ponte. En fait cette méthode ne nous apporte que des présomptions, dans la mesure où, d'une part les géniteurs ne sont pas toujours accessibles aux engins de pêche (Nelson *et al.* 1977), d'autre part ils peuvent accomplir des déplacements importants avant d'émettre leurs produits sexuels ; enfin il n'est pas évident que les diverses classes d'âges pondent simultanément. C'est donc par une stratégie de prospection statistique (Milne 1959, Colebrock 1973) tenant compte éventuellement de l'existence de géniteurs totaux ou partiels (Holden et Raitt 1974) que nous pourrons déterminer avec suffisamment de précision les saisons et les lieux de ponte, lesquels dans la majorité des cas vont du relief côtier à la rupture de pente du plateau continental.

Les prospections doivent être faites durant des cycles annuels complets pour couvrir l'ensemble des conditions hydrologiques et pour mettre en évidence le dé-

but et la fin des pontes pour chaque espèce. Elles doivent également couvrir un secteur géographique assez vaste. A partir d'un quadrillage systématique sur la base d'un réseau de radiales et de stations dépendant de l'ampleur que l'on souhaite donner à la couverture géographique, des campagnes à intervalles réguliers seront organisées. La fréquence de celles-ci ne doit pas être excessive et en toute logique doit être déterminée par la durée du développement embryonnaire et larvaire de façon à ce qu'il y ait le moins de recouvrement possible entre deux pontes successives dans la même aire. L'équidistance entre les stations est souhaitable, dans la mesure où elle simplifie les calculs ultérieurs, mais elle n'est pas impérative ; des intervalles de 5 à 10 milles représentent déjà un quadrillage important et de nombreux travaux utilisent des intervalles de 20 milles qui sont à notre avis souvent exagérés.

Rien n'empêche d'ailleurs d'utiliser un quadrillage «mobile» en fonction des résultats obtenus et selon que l'on cherche à affiner les données (Barnes et Marshall 1951, Saville 1977) ou à tester la validité des hypothèses sur le mode statistique de la répartition de l'ichtyoplancton (Taft 1960, Smith et Richardson 1977). L'interférence du rythme circadien doit être envisagée. En général les captures de nuit sont plus abondantes que celles de jour et la taille moyenne des larves augmente également la nuit, mais aucune loi générale ne peut être dégagée quant à la signification de ces différences; il convient donc de rester prudent avant d'envisager des corrections et de ne les faire éventuellement qu'après de nombreux tests portant sur l'évitement du filet (Barkley 1972).

L'intégration des données

Il existe plusieurs techniques d'intégration des données recueillies lors des prospections destinées à l'évaluation de la production annuelle des œufs et/ou des larves (Sette et Ahlstrom 1948, Simpson 1959, Saville 1956). Quelle que soit la technique préconisée, c'est à partir du calcul d'une production journalière par unité de surface et pour un âge donné qu'on effectue les intégrations à l'aire concernée par les pontes et à la durée de celles-ci.

L'âge des individus sera précisé pour les œufs par l'analyse du développement embryonnaire en fonction de la température (Tanaka 1973), et pour les larves par l'analyse des histogrammes de fréquences des tailles. Il est certain que les travaux de fécondation artificielle et d'élevages (aquaculture) peuvent fournir des données essentielles sur cet aspect du problème.

La production journalière par unité de surface sera donnée par la relation :

$$pj = \frac{\text{abondance des individus d'un âge donné}}{\text{nombre de jours pour atteindre cet âge}}$$

Cette évaluation doit être faite pour chaque prélèvement s'il existe des gradients de température importants entre les stations. Dans les conditions d'homo-

thermie du milieu on peut se contenter de prendre en considération la température moyenne des 20 premiers mètres, étant entendu que c'est dans ces niveaux que l'on rencontre les plus grandes densités d'œufs. La précision de la mesure des températures n'a guère besoin d'excéder le 1/2°C.

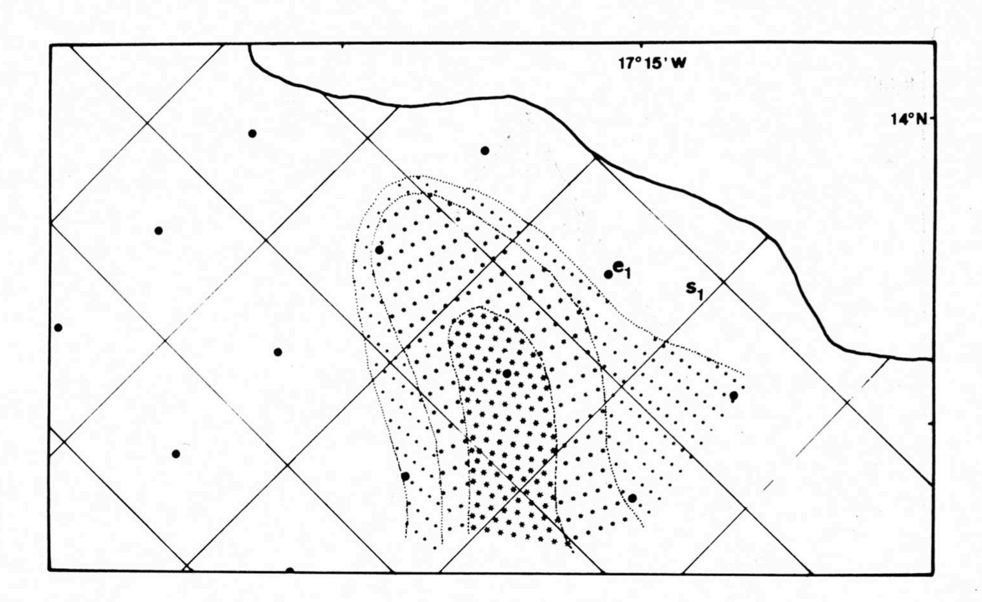


Fig. 2. – Quadrillage d'un secteur géographique : e1 = station, s1 = aire de référence, avec un tracé hypothétique des isoplèthes d'abondance en pointillé.

Chaque station « e » (Fig. 2) étant supposée représenter une aire « s » qui lui est circonscrite, l'aire totale prospectée est représentée par la somme des aires de références couvertes lors des campagnes, et l'aire de ponte « Sp » par la somme des aires à l'intérieur desquelles l'ichtyoplancton a été récolté. Les isoplèthes d'abondance permettent de «visualiser» cette aire de ponte.

En posant le principe que chaque échantillon est représentatif de la population, la production journalière par unité de surface(pj) sera intégrée à l'aire de référence « s », puis à l'aire totale de la ponte « Sp » ; nous aurons ainsi une estimation de la production pour chaque campagne Pj dont la durée sera précisée. L'intégration à la production annuelle revient à cumuler les estimations de celles-ci.

Les divers auteurs qui se sont penchés sur ce problème ont proposé des artifices pour intégrer les données au temps. La méthode de Saville (1977) est à notre

avis la plus aisément accessible (Fig. 3). L'auteur porte sur un graphique, en abcisse les dates des campagnes et en ordonnée la production calculée pour chacune d'elles en posant cette Pj au milieu de l'intervalle de deux campagnes successives. La surface inscrite dans le polygone ainsi défini permet l'estimation de la production annuelle.

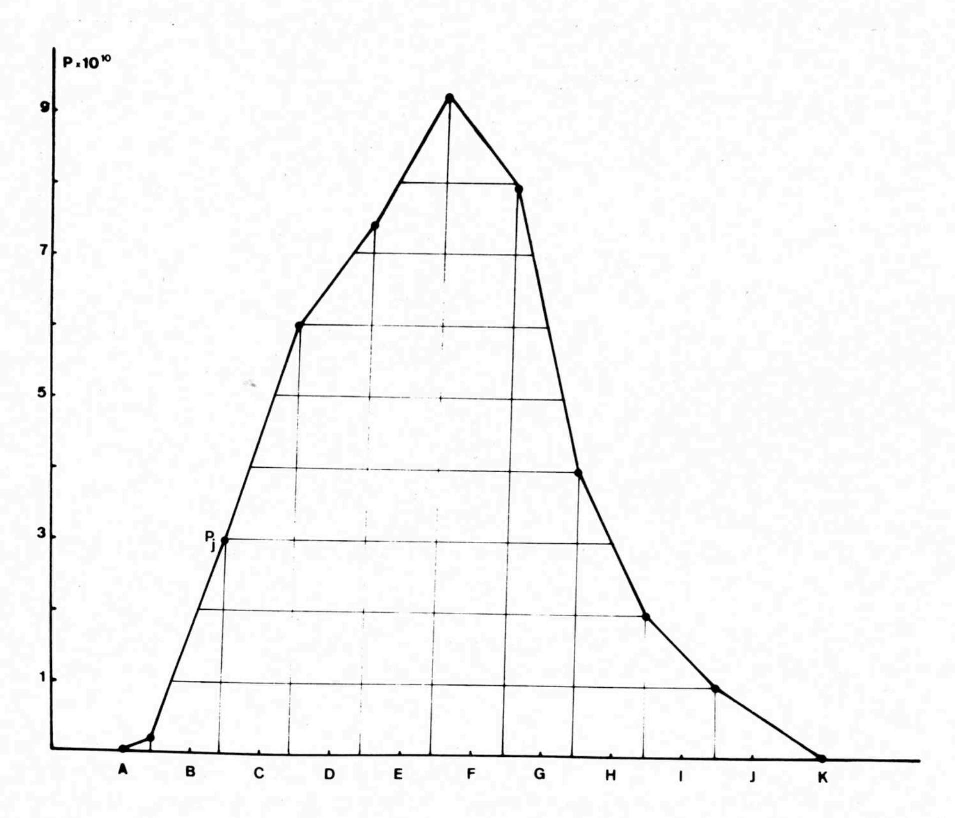


Fig. 3. – Production journalière des œufs en fonction des intervalles entre les campagnes (A-B, B-C, ...). La surface quadrillée représente la production annuelle des œufs (d'après Saville 1977, modifié).

Le raisonnement suivi repose sur deux principes, d'une part celui de l'homogénéité de la répartition des populations entre les stations dont il est prouvé qu'elle est en fait de type contagieux (Saunders English 1964, Saville 1965, Schnack 1974 ...), d'autre part que le cycle de reproduction des espèces peut être représenté par une courbe « normale », ce qui n'est vérifié que pour quelques espèces.

L'analyse de la variance des paramètres doit en conséquence faire l'objet d'un soin particulier avant toute généralisation.

L'analyse quantitative de l'ichtyoplancton ne trouve sa justification finale que dans la mesure où elle est un moyen d'estimer la biomasse des populations, mais il faut tenir compte de tous les aléas des mortalités (Gulland 1965, Bannister *et al.* 1974) dont l'étude dépasse le cadre de ce travail mais qu'il faut avoir présents à l'esprit (Hunter 1976). D'ailleurs le choix de l'âge ou de la taille dans la détermination de la pj pose déjà le problème des probabilités de captures compte tenu de la vitesse du développement et de la durée de vie dans le milieu.

Si nous sommes capables d'énumérer les causes de mortalités (dépendantes ou indépendantes des densités), leurs effets sont souvent mal connus et généralement spécifiques. Dans quelques cas, les relations ichtyoplanton-stock n'apparaissent pas évidentes, bien souvent ce hiatus est dû à la non simultanéité de l'échantillonnage des aires de pontes et des géniteurs qui en sont à l'origine. Ce biais peut être corrigé en particularisant les prospections de l'ichtyoplancton en fonction des ports de débarquement des apports et en insistant pour que l'échantillonnage de ceux-ci soit plus discriminant.

Cependant, il faut remarquer que des nombreux résultats acquis aujourd'hui (Cushing 1957, 1968, 1969, 1971, Hayashi 1961, Isaacs 1963, Parrish 1973, Ahlstrom 1965, 1968, Zweifel 1973 ...) il apparaît que l'étude des pontes, même si elle ne peut être liée objectivement au stock, permet de déceler les premiers indices d'un déséquilibre biologique ou d'une compétition entre les espèces, et dans les régions où les inventaires des ressources sont insuffisants les programmes d'ichtyoplancton fournissent une somme d'information pouvant devenir rapidement essentielle. Il y a donc tout intérêt à mener de front l'exploitation des données issues des statistiques de pêches et de celles issues des programmes de recherches sur l'ichtyoplancton.

CONCLUSION

L'analyse de la fécondité des géniteurs et celle de l'ichtyoplancton sont complémentaires et étroitement liées dans leurs implications biologiques et dynamiques. La qualité et le nombre des ovocytes conditionnent la survie et l'abondance des œufs et des larves. C'est par une étude critique des deux types de résultats qu'on peut escompter se faire une opinion objective du lien qui existe entre le recrutement et les stocks. L'efficacité biologique des reproducteurs totaux doit être comparée à celle des reproducteurs partiels dans la mesure où des émissions successives d'ovocytes peuvent jouer un rôle dans la résistance des populations à la pression des pêches et expliquer certaines fluctuations dans le succès des cohortes. L'existence de pontes «ratées» et de géniteurs éludant un cycle de reproduction pour des causes

souvent obscures (Hodder 1963), qui peuvent avoir des conséquences importantes sur la pérennité des populations, ne peut être expliquée que par une étude cyto-physiologique et un bilan de la réussite des fécondations.

L'un des problèmes que pose l'aménagement de nos ressources est de déceler assez tôt un éventuel déséquilibre des populations pour permettre la mise en œuvre de mesures restrictives ou libéralisatrices. La fécondité et l'ichtyoplancton «saisissent» les populations en amont de leur cycle biologique ; de l'œuf à la taille du recrutement par les engins de pêches il s'écoule d'une façon générale et selon les espèces, de un à six ans, il s'agit donc bien d'une démarche prévisionnelle.

RÉFÉRENCES

AHLSTROM, E.H., 1943. – Studies on the Pacific pilchard or sardine. Influence of temperature on the rate of development of pilchard eggs in nature. *Spec. Scient. Rept., U.S. Fish Wild. Serv.*, 23 (4) : 26 p.

– 1954. – Distribution and abundance of egg and larval population of the Pacific sardine. *Fish Bull. U.S. Fish Wild. Serv.*, 93 (56) : 83-139.

– 1965. – A review of the effects of the environment of the Pacific sardine. *I.C.N.A.F. Spec. Bull.*, 6 : 53-74.

– 1968. – An evaluation of the fishery resources available to California fishermen. *Univ. Washington, Publ. Fish, N.S.*, 4 : 65-80.

– 1973. – Ichtyoplankton surveys for detection and appraisal of fishery resources. *F.A.O. Fish. tech. pap.*, 122 : 3-13.

AHLSTROM, E.H., MOSER, M.G., 1978. – Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. pp. 379-398, *in* HUREAU J.-C. et K.E. BANISTER, Actes du 2e Congrès européen des ichtyologistes, Paris 1976. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 1976, XL, 3-4.

BAGENAL, T.B., 1957a. – The breeding and fecundity of the lang rough dab *Hippoglossoïdes platessoïdes* (Fabr.) and the associated cycle in condition. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 36 : 339-373.

– 1957b. – Annual variation in fish fecundity. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 36 : 377-382.

– 1973. – Fish fecundity and its relation with stock and recruitment. *Rapp. Proc. Verb. Réun., Cons. Int. Explor. Mer,* 164 : 186-198.

BAGENAL, T.B., BRAUME, E., 1968. – Eggs and early life history. pp. 157-181, *in* W.E. RICKER : Methods of Assessment of Fish production in fresh waters. I.B.P., Handbook n° 3.

BANNISTER, R.C.A., HARDING, D., LOCKWOOD, S.J., 1974. – Larval mortality and subsequent year class strength in the Plaice (*Pleuronectes platessa* L.). pp. 21-37. *In* : Blaxter J.H.S. (Ed.), The Early life history of fish, Springer Verlag, Berlin.

BARKLEY, R.A., 1972. – Selectivity of towed net samplers. *Fish Bull., OAA/NMFS,* 70 (3) : 799-820.

BARNES, H., MARSHALL, S.M., 1951. – On the variability of replicate plankton samples and some applications of « contagious » series to the distribution of catches over restricted periods. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 30 (1) : 233-263.

BEVERTON, R.J.H., HOLT, S.J., 1957. – On the dynamic of exploited fish population. *Fishery Invest. Lond.*, Ser . 2, 19 : 533 p.

BLAXTER, J.H.S. (Ed.), 1974. – The early life history of fishes. *Proc. Intern. Symp. Dunstaffnage Mar. Res. Lab. Scot. Mar. Biol. Assoc. Oban, Scotland, from May 17-23 1973* : 765 p., 299 fig.

BOYAR, H.C., CLIFFORD, R.A., 1967. – An automatic device for counting dry-fish eggs. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 96 (3) : 361-363.

COLEBROOK, J.M., 1973. – The design of sampling surveys. *F.A.O. Fish. techn. Pap.*, 122 : 52-58.

COLTON, J.B. Jr., TEMPLE, R.F., 1961. – The enigma of Georges Bank spawning. *Limnol. Ocean.*, 6 (3) : 280-291.

CURRIE, R.I., 1962. – The Indian Ocean standard net. A report prepared for the Scientific Committee on Oceanic Research of the International Council of Scientific Unions. *N.I.O. Intern. Rep., B1* : 9 p., 2 pl.

CUSHING, D.H., 1957. – The number of pilchards in the Channel. *Fish. Invest. London, Ser. 2*, 21 (5) : 1-27.

– 1968. – The downs stock of herring during the period 1955-1956. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 32 (2) : 262-269.

– 1969. – The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 33 (1) : 81-92.

– 1969. – The fluctuations of year-classes and the regulation of fisheries. *Fiskdir. Skr. Ser. Havunders*, 15 (3) : 368-379.

– 1971. – The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 33 (3) : 340-362.

DAVIS, A.S., PAULIK, G.J., 1965. – The design, operation and testing a photo-electro fish egg counter. *U.S. Fish. Wild Serv., Progr. Fish. Culturist*, 27 (4) : 185-192.

F.A.O./M.A.R.M.A.P., 1974. – International training course on fish egg an larval studies. La Jolla, California, 2-29 Sept. 1973. *F.A.O. Fish Rep.*, 144 : 18 p.

GULLAND, J.A., 1965. – Survival of the youngest stages of fish, and its relation to year-class strength. *I.C.N.A.F., Spec. Bull.*, 6 : 363-371.

– 1971. – Science and fishery management. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 33 (3) : 471-477.

HAYASHI, S., 1961. – Fishery biology of the Japanese anchovy, *Engraulis japonica* (Houttuyn). *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 31 : 145-268.

HEMPLE, G. (Ed.), 1973. – Fish egg and larval surveys. (Constribution to a manual). *F.A.O. Fish. tech. pap.*, 122 : 82 p.

HICKLING, C.F., 1940. – The fecundity of the herring of the Southern North sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 24 : 619-632.

HIRANO, T., FUJIMOTO, M., 1970. – Preliminary results of investigation of the Kuroshio functioning as a means of transportation and diffusion of fish eggs and larvae. *In* : MARR J.C. (Ed.), the Kuroshio, a Symposium on the Japan current. Honolulu, East-West Center Press.

HODDER, V.M., 1963. – Fecundity of Grand Bank haddock. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20 (3) : 1465-1487.

HOLDEN, M.J., RAITT, D.F.S. (Ed.), 1974. – Manual of fisheries Science. Part. 2 : Methods of resource investigation and their application. *F.A.O. Fish. tech. pap.*, 115 (1) : 214 p.

HOLLISTER, G., 1934. – Clearing and drying fish for bone study. *Zoologica, New-York*, 12 (10) : 89-101.

HUNTER, J.R. (Ed.), 1976. – Report of a Colloquium on larval mortality studies and their relation to fishery research, January 1975. *N.O.A.A. Tech. Rep. N.M.F.S. Circ.*, 395 : 1-5.

ISAACS, J.D., 1963. – Larval sardine and anchovy interrelationships. *CalCoFi Invest. Rep.*, X : 102-140.

JOSSI, J.W., 1970. – Annotated bibliography of zooplankton sampling devices. *Spec. Scient. Rep. Fish.*, 609.

KANDLER, R., DUTT, S., 1958. – Fecundity of the Baltic herring. *Rapp. Comm. Int. Mer Méditer.*, 143 : 99-108.

KRAMER, D., KALIN, M.J., STEVENS, E.G., THRAILKILL, J.R., ZWEIFEL, J.R., 1972. – Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California current region. *N.O.A.A. Tech. Rep., N.M.F.S. Circ.*, 370 : 38 p.

LENARZ, W.H., 1972. – Mesh retentions of larvae of *Sardinops caerulea* and *Engraulis mordax* by plankton nets. *Fish. Bull., NOAA/NMFS,* 70 (3) : 839-847.

– 1973. – Dependence of catches rates on size of fish larvae. *Rapp. Proc. Verb., Cons. Int. Explor. Mer,* 164 : 270-275.

LONGHURST, A.R., SEIBERT, D.L.R., 1967. – Skill in the use of Folsom's plankton sample splitter. *Limnol. Ocean.*, 12 (2) : 334-335.

MAC EWEN, G.F. JOHNSON, M.W., FOLSOM, T.R., 1954. – A statistical analyse of the performance of the Folsom plankton sample splitter, based on test observations. *Arch. Meteor. Geophys., Bioklim., Ser. A, Meteor. Geophys.*, 7 : 502-527.

MAC GREGOR, J., 1957. – Fecundity of the Pacific sardine *(Sardinops caerulea). Fish.. Bull.*, 121, vol. 57 : 427-449.

MARR, J.C., 1956. – The critical period in the early life history of marine fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer,* 21 (2) : 160-170.

MILNE, A.A., 1959. – The centric systematic area-sample treated as a random sample. *Biometrics,* 15 (2) : 270-297.

MITCHELL, A.M., 1913. – On the egg production of certain fishes. *Rep. N.Sea, Fish. Invest. Comm. 5th report (Northern Area)* : 191-204.

MOSER, H.G., AHLSTROM, E.H., 1970. – Development of lantern fishes (Family Myctophidae) in the California current. Part I : Species with narrow-eyed larvae. *Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.*, 7 : 1-145.

MOSER, H.G., AHLSTROM, E.H., SANKNOP, E.M., 1977. – Guide to the identification of Scorption-fish larvae (Family Scorpaenidae) in the Eastern Pacific with comparative notes on species of *Sebastes* and *Helicolenus* from other oceans. *N.O.A.A. Tech. Rep. N.M.F.S. Circ.,* 402 : 1-71.

NELSON, W.R., INGHAM, M.C., SCHAAF, W.E., 1977. – Larval transport and year-class strength of Atlantic menhaden, *Brevootia tyrannus. Fish Bull., NOAA, N.M.F.S.,* 75 (1) : 23-41.

NIKOLSKI, G., BOGDANOV, A., LAPIN Yu, 1973. – On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics. *Rapp. Proc. Verb., Cons. Int. Explor. Mer,* 164 : 174-177.

PARRISH, B.B., BAXTER, I.C., MONAT, M.J.D., 1960. – An automatic fish egg counter *Nature,* 185 (4715) : 777.

PARRISH, B.B. (Ed.), 1973. – Fish stocks and recruitment. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Explor. Mer,* 164 : 372 p.

PITT, T.K., 1964. – Fecundity of the American plaice, *Hippoglossus platessa* (Fabr) from the Grand Bank and Newfoudland areas. *J. Fish. Res. Bd. Can.,* 21 : 597-612.

– 1965. – Modification of the whirling vessel for fecundity studies. *J. Fish. Res. Bd. Can.,* 22 (1) : 247-251.

POSGAY, J.A., MARAK, R.R., HENNEMUTH, R.C., 1968. – Development and test of new zooplankton samplers. *Ann. meeting I.C.N.A.F., Res. doc.,* 85 (mimeo).

POTTHOFF, T., 1974. – Osteological development and variation in young *Tunas* , genus *Thunnus* (Pisces, Scombridae) from the Atlantic ocean. *Fish Bull. NOAA/NMFS,* 72 (2) : 563-588.

PRICE, C.A., St ONGE-BURNS, J.M., COLTON, J.B., JOYCE, J.E. Jr., 1977. – Automatic sorting of zooplankton by isopicnic sedimentation in gradients of silica. Performance of a « rhospectrometer ». *Mar. Biol.*, 42 (3) : 225-231.

RICHARDS, W.J., POTTHOFF, T., 1974. – Analyses of the taxonomic characters of young scombrid fishes, genus *Thunnus*. pp. 623-648. *In* : Blaxter J.H.S. Ed., The early life history of fish.

RICKER, W.E., 1954. – Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11 (5) : 559-623.

SAUNDERS ENGLISH, T., 1964. – A theoretical model for estimating the abundance of planktonic fish eggs. *Rapp. Proc. Verb., Cons. Int. Explor. Mer*, 155 : 164-170.

SAVILLE, A., 1956. – Eggs and larvae of haddock *(Gadus aeglefinus* L.) at Faroe. *Mar. Res., Scotland, 4 : 1-27.*

– 1959. – Mesh selection in plankton nets. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 23 (2) : 192-201.

– 1964. – Estimations of the abundance of a fish stock from egg and larval surveys. *Rapp. Proc. Verb., Cons. Int. Explor. Mer*, 155 : 164-170.

– 1965. – Factors controlling dispersal of the pelagic stage of fish and their influence on survival. *I.C.N.A.F. Spec. Publ.*, 6 : 335-348.

– 1977. – Survey method of appraising fishery resources. *F.A.O. Fish techn. pap.*, 171 : 1-76.

SCHNACK, D., 1974. – On the reliability of methods for quantitative surveys of fish larvae, pp. 201-212. *In* : Blaxter J.M.S. (Ed.), The early life history of fish. Springer Verlag, Berlin.

SETTE, O.E., 1943. – Biology of the Atlantic mackerel (*Scombrus scombrus*) of North America. Part. I : Early life history including the growth, drift and mortality of the egg and larval populations. *Fish. Bull., U.S. Fish Wild. Serv.*, 50 : 149-237.

SETTE, O.E., AHLSTROM, E.H., 1948. – Estimations of abundance of eggs of the Pacific pilchard (*Sardinops coerulea*) off Southern California during 1940 and 1941. *J. Mar. Res.*, 7 (3) : 511-542.

SHERMAN, K., HONEY, K.A., 1971. – Size selectivity of the Gulf IV and Bongo zooplankton samplers. *I.C.N.A.F. Res. Bull.*, 8 : 45-48.

SIMPSON, A.C., 1951. – The fecundity of plaice. *Fish Invest., London, Ser. 2*, 17 : 715-731.

– 1959. – The spawning of the plaice (*Pleuronectes platessa*) in the North Sea. *Fish Invest., London, Ser. 2*, 22 (7) : 111 p.

SMITH, P.E., 1972. – The increase in spawning biomass of Northern anchovy, *Engraulis mordax. Fish. Bull. NOAA/NMFS*, 70 (3) : 849-874.

– 1973. – The mortality and dispersal of sardine eggs and larvae. *Rapp. Proc. Verb., Cons. Int. Explor. Mer*, 164 : 282-292.

SMITH, P.E., AHLSTROM, E.H., CASEY, H.D., 1070. – The saury as a latent resource of the California current. *CalCoFi., Invest. Rep.*, 14 : 88-130.

SMITH, P.E., RICHARDSON, S.L., 1977. – Standard techniques for pelagic fish egg and larval surveys. *F.A.O. Fish. tech. pap.*, 175 : 1-100.

TAFT, B.A., 1960. – A statistical study of the estimation of abundance of sardine (*Sardinops coerulea*) eggs. *Limnol. Oceano.*, 5 (3) : 245-264.

TANAKA, S., 1955. – Estimation of the abundance of the eggs of fish such as sardine. I : Method of estimation by vertical haul of the plankton net. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 21 : 382-389.

– 1973. – Stock assessment by means of ichtyoplankton surveys. *F.A.O. Fish, tech. pap.*, 122 : 33-51.

UNESCO, 1967. – Rapport du groupe de travail sur la méthode de récolte des formes larvaires. *In* : Rapport 2e Session, Groupe d'Experts F.A.O. chargés de faciliter la recherche sur le thon, Tokyo 15-21 août 1966. *F.A.O. Rapports sur les pêches,* 37 : 21-36.

– 1968. – Zooplankton sampling. *Monographs on oceanographic methodology,* 2 : 174 p.

– 1975. – Ictioplancton.. Informe del Seminario de las CICAR sobre Ictioplancton. Mexico D.F., 17-26 de Julio 1974. *Doc. tech. UNESCO Ciencias del mar,* 20 : 44 p.

ZWEIFEL, J.R., 1973. – A non-parametric approach to the estimation of relative change in fish population size from egg and larval surveys. *Rapp. Proc. Verb., Cons. Int. Explor. Mer,* 164 : 276-281.